

目 录

前言	1
第一章 植物胚胎学的发展和近代的成就	1
历史简述	1
最近的成就和发展方向	4
参考文献	6
第二章 植物界的有性生殖和世代交替	7
无性生殖和有性生殖	7
植物界有性生殖的发展	8
植物生活周期中的世代交替	12
不同类群植物的生活周期	12
高等植物生活周期中孢子体发展的优越性	17
参考文献	19
第三章 小孢子囊及小孢子的发生	20
花药壁层的发育和小孢子母细胞的形成	20
花药壁	22
表皮 药室内壁 中层 绒毡层	
小孢子母细胞	30
小孢子发生	30
小孢子母细胞分裂 小孢子四分体	
参考文献	36
第四章 雄配子体	38
小孢子	38
营养细胞和生殖细胞的形成	40
生殖细胞	43
精子的形成	43
成熟的花粉	46
精子的形态和结构 营养核 花粉的内含物 花粉壁	
花粉鞘和含油层	
发育不正常的花粉	51
莎草科植物花粉的发育 胚囊状花粉粒	
花粉的散育	53
环境因素对花粉散育的影响 雄性不育性	
花粉的贮藏和生活力测定	54
花粉的生活力 花粉的贮藏 测定花粉生活力的方法	
花药和花粉的培养	58
参考文献	64

第五章 大孢子囊及大孢子发生	67
胚珠的发育	67
胚珠的组成	69
珠被 珠孔 珠心 承珠盘和珠心冠原 胚珠的维管束	
大孢子发生	74
参考文献	79
第六章 雄配子体	80
胚囊的发育	80
胚囊发育的类型	82
成熟胚囊的结构	91
助细胞 卵 反足细胞 中央细胞	
作为吸器功能的胚囊	96
胚囊的营养	100
参考文献	101
第七章 受精	103
花粉萌发和花粉管生长	103
花粉管进入柱头和在花柱中生长的道路	107
花粉管到达胚珠和进入胚囊	110
花粉管释放内容物	113
双受精作用	114
精子的运动 精子进入卵和中央细胞 核的融合	
卵、精子和合子的细胞化学状态	123
传粉至受精的间隔期	125
多数花粉管和多精子进入胚囊	127
受精的不亲和性	128
克服不亲和性的方法	129
参考文献	132
第八章 离体培养条件下的受精作用	136
离体受精技术的建立	136
六十年代的开创工作	136
雌蕊离体传粉和受精	139
离体传粉和受精在远缘杂交上的应用	141
离体传粉和受精在克服自交不亲和性上的应用	142
离体受精在诱导单倍体植物上的应用	143
在技术上的几个问题	144
离体受精技术应用的评价	145
参考文献	146
第九章 胚乳	149
胚乳发育的类型	150
核型胚乳 细胞型胚乳 沼生目型胚乳	
胚乳的吸器结构	155

腐烂状胚乳	161
胚乳的细胞学	162
异粉性和镶嵌胚乳的现象	164
参考文献	165
第十章 胚乳培养	167
胚乳培养中愈伤组织形成及器官分化的条件	170
生长调节物质 胚乳发育时期 胚因素 pH、光和温度	
胚乳培养中的组织学和细胞学研究	173
参考文献	173
第十一章 胚	175
合子	175
胚胎发生	177
原胚 双子叶植物胚的发育 单子叶植物胚的发育 禾本科植物胚的发育 胚胎发生的类型	
胚柄	185
胚和胚乳之间的关系	190
胚在异己胚乳中的生长	192
胚的延迟分化	193
参考文献	194
第十二章 胚、胚珠和子房的培养	196
胚胎培养	196
胚胎培养的条件	196
胚胎的切段培养实验	200
胚胎培养的实际应用	202
胚珠培养	205
子房培养	207
附属花部在培养子房中对胚的发育的作用	208
生长物质对果实和种子发育的效应	208
未传粉的胚珠和子房的培养	209
品种的差异	210
胚囊的发育时期	210
单倍体胚的来源和发育途径	210
参考文献	211
第十三章 无融合生殖	216
在减数的胚囊中的无融合生殖	216
单倍体孤雌生殖	216
单倍体单雄生殖	219
无配子生殖	220
在未减数的胚囊中的无融合生殖	220
二倍体孢子生殖的胚囊	220
体细胞无孢子生殖的胚囊	222
胚胎发生	222
参考文献	224

第十四章 多胚现象	226
裂生多胚.....	226
从助细胞产生胚.....	228
从反足细胞产生胚.....	229
从胚囊外面的细胞产生胚——不定胚.....	229
假多胚.....	232
多胚现象的起因.....	233
多胚现象的意义和人工诱导.....	233
参考文献.....	235
第十五章 胚状体	236
胚状体的概念及研究胚状体的意义.....	236
胚状体发生的普遍性.....	237
胚状体的胚胎发生过程.....	240
诱导胚状体的因素.....	245
参考文献.....	247
附录	249
几种常用培养基的配方.....	249
英汉胚胎学名词.....	254
拉汉植物名称.....	257
图版	

第一章 植物胚胎学的发展和近代的成就

历史简述

人们在生产实践中对于性别的认识和利用可以认为是胚胎学研究的萌芽。人类在生产实践中对植物的性别早就有认识。根据希腊人 Theophrastus 在《植物的探索》一书中的记载,远在三千年以前,阿拉伯人和亚术人对海枣(*Phoenix dactylifera*)已认识到有雌雄性之分,并且为了获得海枣的丰收,他们每年举行一次人工传粉的仪式。然而,人们对于性别有科学的认识却到十七世纪才开始。

农业实践的需要推动了生物学家对有性生殖过程进行科学的探讨。十七世纪的末叶, Camerarius (1694) 发现桑树在附近若无雄性植物生长,只形成败育的种子,由此获得了启发。他用一年生山稔(*Mercurialis annua*)进行雌株隔离的试验,进一步证明了雌株在无雄株接近的情况下不能结实。后来他又对其它的植物作了实验,最后将实验的结果写成了“植物的性”的著名的论文。Camerarius 详细描写了花、花药、花粉及胚珠。他肯定了花药是植物的雄性器官,而子房和花柱则是雌性器官。Kölreuter (1761) 曾进行植物杂交试验,在石竹属(*Dianthus*)、天仙子属(*Hyoscyamus*)、紫罗兰属(*Matthiola*)和烟草属(*Nicotiana*)植物中,通过人工杂交培养出一些杂种。他观察到如果一种植物的柱头用同种花粉和异种花粉同时传粉,在一般情况下,只有同种花粉在受精中起作用。Kölreuter 的工作一方面明确了两性的存在,同时推动了传粉生物学的研究。

Sprenzel (1793) 根据自己所作的大量材料的观察,证明了某些昆虫在许多植物受精过程中占有非常重要的地位。在他的《揭露自然的秘密》一书中详细地描写了这一现象。后来,伟大的生物学家达尔文(Darwin)在花朵对于异花受精的适应性方面进行了大量观察和试验,在1916年发表了他三十年来工作总结——《植物界异花受精和自花受精的效果》。在这本极有价值的著作里,他提出了传粉生物学中的一个重要规律,即异花受精有利,自花受精有害。

在认识植物雌雄性的存在以及它们之间的关系的过程中,引导人们进一步去探索这一过程的本质。花粉管的发现虽然可以说是偶然的,但这引起一连串的许多有意义的研究。甚至可以把花粉管的发现作为胚胎学研究的开端。

Amici (1824) 最早揭露花粉在受精作用中的作用。他是意大利天文学家、数学家及显微镜制造者,当他在显微镜下观察马齿苋(*Portulaca oleracea*)的柱头时,发现了花粉粒附着在柱头毛上,突然,花粉粒裂开,接着伸出一小管,它进入柱头组织。这一发现,引起当时植物学者很大的注意。年轻的法国植物学家 Brongniart (1827) 用大量已受粉的柱头进行了同样的观察,发现花粉管的形成是一个普遍的现象。不过他相信花粉管穿入柱头后破裂,释放出其中颗粒状的

内容物，通过花柱而进入胚珠中。后来，Amici(1830)继续对马齿苋、木槿(*Hibiscus syriacus*)及其它植物进行观察，成功地追踪到花粉管经过花柱组织而长到胚珠中。在当时，这一发现引起生物学家很大的兴趣，为了解释花粉管与胚的关系，曾经提出两种不同假设。一派以Schleiden(1837)为代表，他认为花粉管带有未来的植物——“胚泡”(“embryonal vesicle”)，而胚囊只是“胚泡”的“孵卵器”(“incubator”)，“胚泡”在其中取得营养而产生新的小植物。这种结论显然否认在植物中有性的作用，但是Schleiden能够使他的荒谬的观点得到许多人的拥护，其中最热心的是Schacht。在他1850年出版的专著中有26个图版，图中都把卵细胞误认作花粉管的末端。

另一派的见解是以Amici为代表，反对Schleiden提出的假说，他们认为花粉管带到胚珠中的只是受粉的物质。在1847年Amici对红门兰属(*Orchis*)所作的观察，清楚地证明在花粉管未进入胚囊之前，其中已存在“芽泡”(Germinal vesicle)，它在花粉管含有物的影响下发育和形成胚。

这两种观点的争论持续了十多年，直到1849年Hofmeister发表了“显花植物胚的发生”的著名论文以后，才得到解决。Hofmeister观察了19属38种植物，他的工作完全支持Amici的看法。证明胚都是起源于胚囊中已存在的一个细胞(即以后知道的卵细胞)而并非由花粉管的末端发生。他描绘了400多幅很精细的图，用以表示这一过程。这一工作是如此细致，令人信服，对于胚的起源问题至此得到了正确的认识。

十九世纪的中叶和后期，胚胎学的研究发展很迅速，对于雌雄配子体的结构和发育，胚的发育以及两性的融合过程等，做了许多工作。

在雄配子体的发育和结构方面，Hofmeister有很大的贡献。他很详细地描述了紫露草属(*Tradescantia*)小孢子母细胞形成四分体的过程(1848)，虽然他还不能正确地解释在这一过程中染色体所起的复杂的一系列变化。Hartig及其他一些研究者指出，成熟花粉粒中有二核的结构。Strasburger(1877)和他的学生Elfving(1879)的进一步观察，确定了花粉粒中具二核的普遍性。Elfving并从花柱中解剖出花粉管，看到其中有三个核。这就是我们现在知道的两个雄配子和一个营养核。不过，当时他对花粉粒中的核的性质并不认识，甚至把较小的一个细胞误认为是营养细胞，而把较大的一个误认为是生殖细胞。

关于雌配子体的结构，Hofmeister首先区分出胚囊两极中的细胞群。有关胚囊的起源和发育，则是由Strasburger(1879)对分叉蓼(*Polygonum divaricatum*)进行了详细的描述后，最早得到了说明，这就是后来被确定是大多数植物胚囊发育的一种方式——蓼型。在这不久，Treub和Mellink报导了蓼型以外的胚囊发育方式，即百合属(*Lilium*)和郁金香属(*Tulipa*)的四孢子胚囊的类型。

胚的发育过程，最早由Hanstein(1870)对荠菜(*Capsella bursa-pastoris*)和泽泻(*Alisma plantago-aquatica*)作了详细的描述。在种子中存在多胚现象，很早就被发现，Leeuwenhoek在1719年已经指出柑桔属(*Citrus*)植物的种子中存在数个胚，Strasburger(1878)也证明在一种酸橙(*Citrus aurantium*)和紫萼(*Hosta ovata*)中有珠心细胞发育成胚的现象，即不

定胚现象。

关于配子配合现象，在裸子植物中最早为 Gerosankin 发现。四年后 Strasburger(1884)在被子植物中也看到这种现象。他在水晶兰(*Monotropa hypopitys*)中观察到胚囊中由花粉管放出的两个雄性核，其中一个与卵结合。Strasburger 用一系列的图表示精卵结合的连续步骤。在此时期，雌雄配子的融合在许多低等植物和动物中已得到同样的证明。然而，在被子植物性的融合过程中存在一个未能解决的问题，即花粉管经常放出两个雄配子，而只有一个与卵受精，至于第二个精子的情况怎样，仍是一个不能回答的问题，而且，对促使胚囊中形成一个营养组织——胚乳的原因也不了解。这一问题却是在精卵结合发现后十多年才被查明，这就是 S. G. Nawaschin(1898)关于被子植物双受精的发现。他在头巾百合(*Lilium martagon*)和细弱贝母(*Fritillaria tenella*)中，观察到进入胚囊中的两个精子，一个与卵融合，另一个与两个极核融合。于是正式提出被子植物的双受精作用(double fertilization)。数月以后，Guignard(1899)也报道了在百合属和贝母属植物中的双受精作用，并绘有很精细的图。双受精的发现，引起植物学工作者很大的注意，立刻展开了广泛的研究，在几年间即证明双受精作用在被子植物中是一个普遍的现象。

从上面简单的叙述，足以看到在十九世纪的末期，对有性生殖的整个过程的发育形态已积累了相当多的资料，奠定了胚胎学的基础。进入二十世纪，可以说是植物胚胎学新纪元的开始。一方面一些工作者在过去的基础上作出了文献的总结工作。Coulter 和 Chamberlain(1903)所著的《被子植物形态学》以及 Schnarf(1929)所著的《被子植物胚胎学》是最早的两本经典著作，至今仍是胚胎学有价值的资料。还有不少工作者对于雌雄配子体的发育，精子的形态结构以及胚和胚乳的发育等方面进行更深入和更广泛的观察。其中，Souéges 和 Crété 对不同科的大量属和种的胚胎发育研究，大大地丰富了这方面的资料；Wulff 和 Finn 关于雄配子体的研究，进一步阐明了精子的结构；Johnson, Dahlgren, Palm, Bambacioni, Hakansson, Cooper, Fagerlind, Johri 和 Swamy 等对于胚囊的大量研究工作，对各种类型胚囊的发育获得了更全面的了解，并校正了许多错误。另一方面，在丰富的描述性的资料的基础上，开辟了比较研究的内容，将胚胎发生中的形态特征应用到系统植物学的工作中，以阐明植物系统发育的地位。这方面的工作，在 Schnarf(1931)所著的《被子植物比较胚胎学》一书中进行了很好的总结。

本世纪三十年代，开展了胚胎学的实验性的研究。例如在人为条件下研究花粉的生活力，花粉的贮藏和萌发，诱导单性生殖和无籽结实，子房、胚珠和胚的离体培养等等。这些工作形成了实验胚胎学的新方向。实验胚胎学研究方向的建立，也导致植物育种工作者更好地利用胚胎学的知识和技术，加速植物的繁殖以及改进育种措施。

在 1950 年出版了印度著名胚胎学家 Maheshwari 的《被子植物胚胎学引论》一书，该书对本世纪上半叶以前描述胚胎学的成就作了全面的总结，同时概括了比较胚胎学和新发展的实验胚胎学的成就。他指出：“描述胚胎学和系统发育胚胎学的研究将继续下去，但是将来的趋向是朝着实验方面发展”。实验胚胎学的研究方向，在第七次(瑞典，斯德哥尔摩，1950)和第八次(法国，巴黎，1954)国际植物学会议上已引起胚胎学家的重视。Maheshwari 在这两次会议上所作

的评述报告中都指出,现阶段胚胎学的发展要提高对实验胚胎学(控制受精作用、胚胎人工培养,人工单性生殖、人工无籽结实等)工作的重要性的认识。

近二十多年来,正如一些胚胎学家所预期的,在农业生产实践迫切要求和生物科学迅速发展的推动下,随着各种新技术的应用和生物学分支学科之间的相互渗透,逐渐地形成了植物胚胎学发展的一个新时期。在这个新时期中,实验性的研究工作有了非常明显的增加,特别是利用组织培养技术进行的胚胎、胚珠、子房、胚乳和花药的培养及试管受精,已成为植物胚胎学最活跃的研究课题。同时,植物胚胎学和植物细胞学、植物生理学、植物遗传学和植物生态学发生了更密切的联系。1965年出版的Maheshwari主编的《被子植物胚胎学的新进展》一书,可以认为是他1950年著作的续集,在这里已经可以看到较大的注意力放在象受精作用的细胞学、受精的控制、胚胎培养、果实形成的生理学等新课题上,而在1976年发表的Raghavan的《维管植物实验胚胎学》和Лоддубная-Арнольди的《被子植物细胞胚胎学》两本专著中,反映了实验胚胎学和细胞胚胎学的研究所累积的大量的工作。此外,透射和扫描电子显微镜、组织化学、荧光技术、放射自显影等新技术,应用到花粉、胚囊、胚乳和胚的发育中的细胞结构和功能方面的研究上,使这方面的研究有很大的发展和提高;在受精作用方面也是一个应用新技术活跃的领域,并且取得了突出的成果。1968年,植物胚胎学家已有能力召开本部门学科的定期的国际性会议。下面是七次国际会议讨论的主题:

1968年——种子植物有性生殖的细胞学(法国,巴黎)。

1970年——茎叶植物雌雄配子体发生的细胞学(法国,理姆斯)。

1972年——种子植物的胚珠,亚显微结构和生物化学(意大利,西恩那)。

1974年——高等植物的受精作用(与第三次花粉生理会议联合召开,荷兰,莱美根)。

1976年——种子植物有性生殖的细胞生物学(法国,理姆斯)。

1980年——高等植物生殖的细胞生理学进展(波兰,华沙)。

1982年——有胚珠植物的受精作用和胚胎发生(捷克,雷斯科瓦-多列那)。

这七次会议的主题,都涉及生殖过程的细胞学问题。它反映了植物胚胎学的发展另一个正在形成的特点,就是应用细胞生物学的方法来研究胚胎学的问题,以期对植物有机体初期的发生有一个全面的生物学的认识。

最近的成就和发展方向

从植物胚胎学发展的动态,可以看到应用现代生物学的各种实验方法,研究植物的有性生殖过程的形态发生规律及其控制途径是现代植物胚胎学发展的主流。下面就这一发展方向的主要成就加以简单的概括。

1. 关于生殖系统的结构与功能的问题 在最近十几年来,植物胚胎学的研究,应用了新的研究方法,提高了对形态结构与生理功能的关系的认识,从而使某些结构特点能作出生物学意

义的解释。在这方面可以提到的有下列六方面的例子：(1)花粉壁的结构与识别蛋白的关系；(2)大小孢子母细胞胼胝质壁的形成和消失与其发育途径的关系；(3)助细胞及其丝状器与花粉管进入胚囊的关系；(4)卵细胞和助细胞壁的特殊形态在受精作用中的意义；(5)卵细胞的结构与代谢特点的关系以及(6)胚柄细胞的结构及其在胚胎发育中的作用等。

2. 受精作用 受精作用是植物胚胎学近代研究中比较重视的一个问题，新的研究技术的应用，使受精作用这个领域有很大的推进。下列几方面的成就是显著的：(1)被子植物受精过程中两性的不亲和性及其识别反应；(2)在受精作用中，精细胞的细胞质的参与；(3)精核和卵核融合的方式；(4)根据雌雄性核融合时核的状态，对受精型的划分；(5)卵细胞在发育过程中DNA的动态以及(6)离体受精(试管受精)等。

3. 胚、胚珠、子房、胚乳和花药的培养 近十几年来，探索幼胚培养条件的研究有较大的进展。由于培养技术的改进，一些植物现在已能从未分化的原胚培养成活。用“活体-离体”培养的方法(利用事先培养的生活胚乳来哺育幼胚)，在某些植物的试验中能使杂种胚的成活率大幅度地增高，对克服杂种胚的不育性有一定的帮助。

受精后胚珠的离体培养，已经有在胚胎发育的第一个细胞——合子时期的胚珠成功的例子。在柑桔类植物，珠心组织或胚珠的离体培养，用以诱导产生双倍体胚以提供遗传上一致的不定胚，已在一些种类尝试成功。

子房培养的研究，近年来不仅限于培养传粉后的子房和揭露附属的花部在果实及种子发育中的作用、外源激素对果实和种子发育的效应，而且应用于诱导非多胚的种产生多胚，和从未传粉的子房诱导单倍体植株，在这些方面都获得一定的成果。

早在三十年代，通过胚乳培养的实验，已经证明它有继续生长的潜能。1973年第一次成功地从胚乳培养物诱导产生完整的植株，至今已有七种植物从胚乳形成小植株。有人设想可以应用胚乳培养产生三倍体植物，以获得无籽果实。

应用花药培养，人为地诱导小孢子改变发育途径，形成单倍体的植株，这在育种上是特别有价值的。在1964年成功以后，发展十分迅速。至1980年的统计，已有153种植物的花药培养获得成功。近年来又发展了花粉培养技术。这方面的成就，可以作为单倍体育种的一种有效技术，现在已有一些从花粉植株培育成的优良品种的例子。此外，花药和花粉培养，对于认识植物细胞的全能性和控制植物的基因表达的研究方面有重要的理论意义。

4. 胚状体 最近几年来，在组织培养工作中，发现从愈伤组织或直接由单个体细胞或花粉再生植株，除通过形成的芽和根的方式外，也可以通过与合子胚发育同样的途径形成成熟的胚。这种来源于非合子胚的结构，被称为胚状体。植物细胞在离体培养的条件下具有产生胚状体的能力，已被证实是一个极为普遍的现象。对于胚状体的认识及其产生的条件的研究，在利用组织培养作为大量快速繁殖的手段中是有实际意义的。而且，胚状体的形态发生也为胚胎发生的理论研究提供了宝贵的实验系统。

回顾植物胚胎学发展的历史，可以看到这一门科学的发展和植物形态学的发展有着同样的规律，也就是从描述性的研究向比较和实验性的研究发展。这种发展趋势是十分自然的，而且随

着研究方法的改进,必然逐渐深入到生殖过程的某些生物学的基本问题。

十九世纪时期的胚胎学工作,纯粹是应用经典的切片染色的方法,对研究对象作形态的描述。这是积累基本知识的时期,为胚胎学作为一门科学及以后的发展奠定了基础。目前我们对于这一历史时期的研究方向和采用的研究方法,一方面要肯定它的重要性,另一方面也要认识到它的局限性。

二十世纪的初期,在描述性工作已积累相当丰富的资料的基础上,胚胎学的研究成果被应用到比较和分析某些植物类群的胚胎学特性,以阐明植物系统发育的关系。比较胚胎学这一方向的发展,对于解决分类学上的一些问题是有一定作用的。

五十年代的后期,实验胚胎学已成为胚胎学研究的重要内容。实验胚胎学方向的形成,使胚胎学的研究超越狭窄的形态学范围。这方面的研究与育种实践常常有直接的联系,而且在一定程度上有助于农业生产上的某些问题的解决。因此,是胚胎学中一个受到十分重视的领域。

近二十年来,胚胎学研究的动态,明显地表现出当代植物胚胎学的发展趋向是应用现代生物学的技术和理论,研究植物生殖细胞的发生、受精作用和胚胎发育的生物学问题。展望未来,植物胚胎学的发展,将在发展本门学科基本理论研究的同时,在控制有性过程,创造更适合于人类要求的植物新品种的途径上,作出更大的贡献。

参 考 文 献

1. Coulter, J. M. and Chamberlain, C. J., 1903: *Morphology of Angiosperm*. New York.
2. Maheshwari, P., 1950: *An Introduction to the Embryology of Angiosperms*. McGraw-Hill Book Co. Inc., New York.
3. Maheshwari, P. (ed.), 1963: *Recent Advances in the Embryology of Angiosperms*. Int. Soc. Plant Morphologists Uni. Delhi.
4. Raghavan, V. 1976: *Experimental Embryogenesis in Vascular Plants*. Academic Press. London.
5. Schnarf, K., 1929: *Embryologie der Angiospermen*. Berlin.
6. Schnarf, K., 1931: *Vergleichende Embryologie der Angiospermen*. Berlin.
7. Поддубная-Ариольда В. А., 1976: Цитозамбриология Покрывтосеменных Растений. Издательство «Наука». Москва.

第二章 植物界的有性生殖和世代交替

无性生殖和有性生殖

生殖是增加生物个体的过程,生殖的结果产生了有机体的后代,从而维持了种的延续。植物有许多产生它们新个体的方式,但基本上可以分为两类:一类是有性的,称为有性生殖(sexual reproduction);另一类是无性的,称为无性生殖(asexual reproduction),包括裂殖、出芽、断裂、形成孢子以及营养繁殖等方式。

这里先以一种淡水的单细胞绿藻——衣藻(*Chlamydomonas* sp.)为例说明这两种生殖方式。衣藻的营养体是卵圆形的单细胞,前面有两根鞭毛,可游动。无性生殖时,细胞失去鞭毛,整个原生质体分裂为二,或再分裂一次至二次,形成4个或8个。每个原生质体分泌出新细胞壁,生出两根鞭毛,形态与母细胞相似,称为游动孢子。这时,这个产生游动孢子的母细胞本身也就是一个孢子囊。游动孢子从孢子囊释放后即成长为新个体。这就是形成孢子(spore)的一种无性生殖的方式(图2-1)。

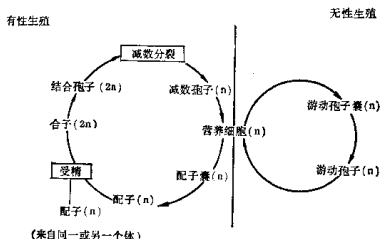


图 2-1 衣藻的生活周期

衣藻进行有性生殖时,与产生游动孢子时一样,原生质体进行分裂,但分裂次数较多,产生8、16、32或64个,形状也和游动孢子相似但更小一些,无壁或有壁,称为配子(gamete)。这时母细胞本身也就是一个配子囊。当配子释放后,配子成对地配合(相当于受精),配合后的原生质体失去鞭毛,并发育出抵抗不良条件的厚壁,形成合子(zygote)。在良好条件下,合子经过减数分裂(meiosis),形成4个可游动的减数孢子,释放后成长为新个体。

衣藻进行有性生殖的配子和进行无性生殖的游动孢子形态上是相同的,从孢子囊产生的游动孢子可以多至8个,从配子囊产生的配子也可少至8个。在充分的营养条件下,配子也可不经

配合而形成新个体,因此一般认为有性生殖是从无性生殖发展而来。

衣藻的有性生殖是代表一种原始的有性生殖方式,在植物界还可以见到其它的和更复杂的有性生殖方式。

植物界有性生殖的发展

植物界有性生殖有同配生殖(isogamy)、异配生殖(anisogamy)和卵式生殖(oogamy)三种基本的方式。由形态和大小相似的配子的融合,称为同配生殖,例如衣藻的有性生殖。在同配生殖类型中,可能发生融合的两个配子在生理上有“性”的差别,通常用“+”和“-”号来代表这两种有性别差异的配子。有些衣藻的种,同宗(由一个体经无性生殖或营养生殖产生的后代)的配子不能融合,只有异宗的配子之间才有配合的能力(图2-2)。绿藻中的水绵属(*Spirogyra*)和真菌

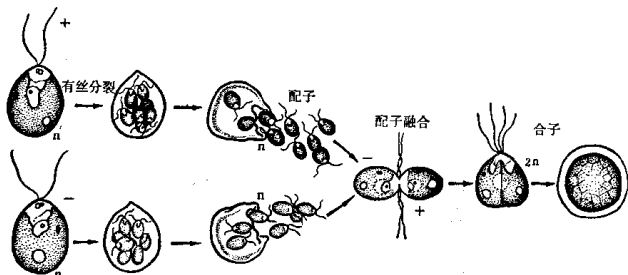


图2-2 衣藻的同配生殖(异宗配合)

中的根霉属(*Rhizopus*)的结合生殖也属于同配生殖,而且结合的两个个体在生理上是有“性”的差别的(图2-3)。

随着性细胞的进一步分化,配子的差异不仅表现在生理上,而且表现在大小上,从而出现异配生殖的有性生殖类型。在这种生殖类型中,受精是异型配子的配合。例如绿藻中的海松属(*Codium*),在一个重复分叉的个体上产生两种配子囊,一种配子囊中产生具二根鞭毛的形体较大的配子,另一种配子囊中产生与前者形态相似而小得多的配子,大的可称为雌配子(female gamete),小的可称为雄配子(male gamete)。由大小不同的雌配子与雄配子融合产生一具二鞭毛的合子(雄的鞭毛先脱落)。后来合子的鞭毛脱落并形成厚壁(图2-4),进一步萌发产生一双倍体的新个体。

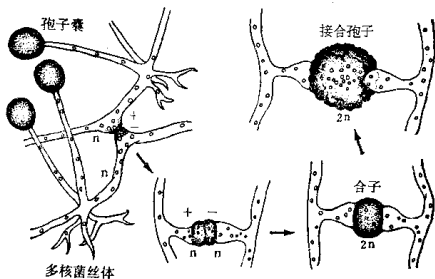


图 2-3 黑根霉的同配生殖(异宗配合)

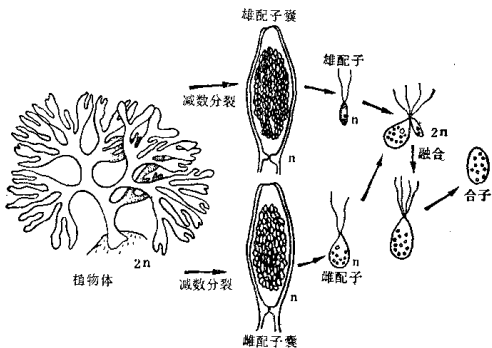


图 2-4 海松的异配生殖

卵式生殖是有性生殖的最高形式。融合的两个配子在结构、能动性和大小上都有显著的差别。雄配子即精子(sperm)，具鞭毛和有高的运动能力。雄配子的细胞核与细胞质相比，核大而细胞质的量少；雌配子即卵(egg)或称卵球(oosphere)，无鞭毛，通常是不动的细胞，细胞质与核相比，细胞质是大量的。卵式生殖见于许多植物类群，从藻类、真菌到有花植物。团藻属(*Volvox*)的卵式生殖是这种生殖中最简单的形式的代表。

在有性生殖时，团藻的群体的前端的某些细胞增大，发育为雄性或雌性的原始细胞。雌性原

始细胞增大,失去鞭毛发育为卵细胞;雄性原始细胞增大和失去鞭毛以后,逐渐向内陷,然后转90—120度,直至原来孔的位置斜向一边或变为内向,最后形成一球状体。在球状体中进行分裂,产生多数的游动精子,然后球状体反转,释放出游动精子。一个精子与卵受精(fertilization)形成二倍体的合子(图2-5)。合子在经减数分裂后重复地进行有丝分裂,产生新的单倍体群体。

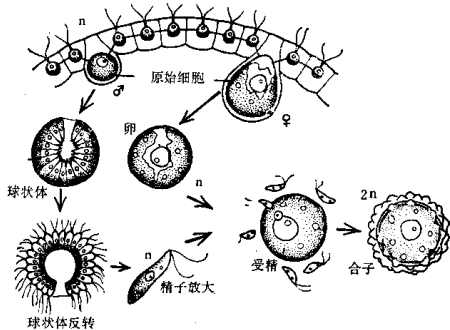


图 2-5 团藻的卵式生殖

在不同植物的卵式生殖中,性器官有不同程度的复杂化,受精作用的完成也有不同的方式。团藻的性器官是单细胞的,游动的精子直接游泳至被胶质鞘包被的卵中(图2-5)。水霉属(*Saprolegnia*)的性器官在菌丝的末端形成,是多核的。在雌性器官——卵囊(oogonium)内发育一至多个卵,由附近的菌丝形成的精子器(antheridium)长出的受精管,将不能游动的精子送进卵囊(图2-6)。无隔藻(*Vaucheria*)的性器官与水霉基本相似,但精子能动,成熟的卵囊中只有一卵,精子进入卵囊是通过卵囊喙状的开口(图2-7)。

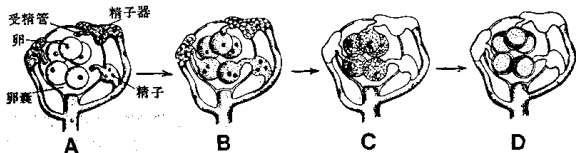


图 2-6 水霉的卵式生殖

A. 示卵囊(其中含多个卵)和精子器; B—C. 受精管将精子送进卵; D. 合子形成

藻类、真菌以上的植物类群,性器官都是多细胞的。在苔藓和蕨类植物中,受精需借助水。例如地钱(*Marchantia polymorpha*)的雌性和雄性器官分别生于配子体(gametophyte)的特殊的

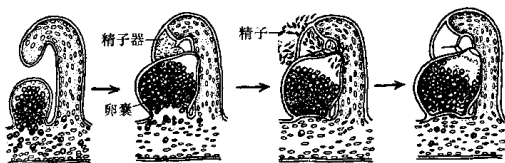


图 2-7 无隔藻的卵式生殖

托上，从精子器释放出来的游动精子到达颈卵器(archegonium)必须游泳一定的距离。蕨的颈卵器和精子器在同一配子体(或称原叶体)的下表面。游动精子从精子器逸出后，在配子体的薄层的水面上游泳进入颈卵器(图 2-8)。

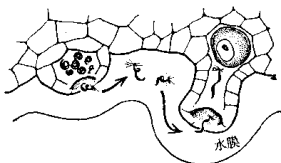


图 2-8 精子从精子器释放和游泳至颈卵器的图解(引自 Nelson, 1971)

在种子植物中，实现受精作用不需要水的条件。绝大多数裸子植物的雌配子体仍具颈卵器的结构(百岁兰和买麻藤属除外)；精子在萌发的花粉粒(Pollen grain)(即后期的雄配子体)中形

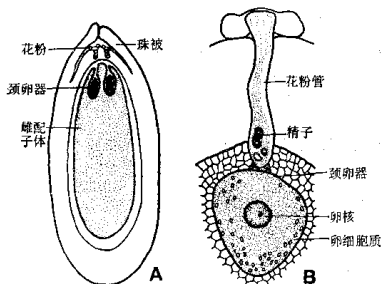


图 2-9 松属的传粉作用和花粉管的生长

A. 花粉在珠孔室萌发；B. 花粉管生长到达雌配子体

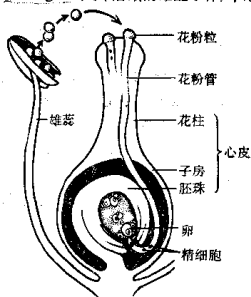


图 2-10 图解示被子植物的传粉作用和花粉管生长到达胚珠(引自 Nelson, 1971)

成。精子多不具鞭毛,但在苏铁目和银杏目仍具游动精子;而在被子植物中,精子则完全失去借以运动的鞭毛结构。产生雄配子和雌配子的配子体,在种子植物中是在不同植株或同一植株的不同结构上形成的。受精作用之前还必须发生传粉作用,花粉借外力传送到胚珠(ovule)上(裸子植物)或雌蕊上(被子植物)。其后,由生长的花粉管(pollen tube)将精子输送到雌配子体附近(裸子植物)(图 2-9)或卵旁(被子植物)(图 2-10)。

植物生活周期中的世代交替

大多数植物在生活周期中有世代交替(alternation of generations)的明显的现象。这就是在植物完整的生活周期中包括两个交替的世代或阶段,一个是孢子体(sporophyte)世代,产生孢子;另一个是配子体世代,产生配子。与世代交替相联系的并作为它们的特征的是两个重要的过程,即减数分裂和受精作用。从图 2-11 所表示的一般植物生活周期的主要历程的图解,可以了解上述过程和染色体数倍性之间的关系。

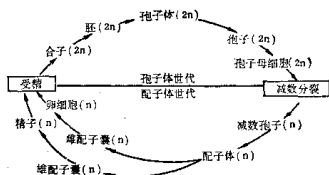


图 2-11 一般植物的生活周期,表示单倍体(配子体)和二倍体(孢子体)世代的交替

雌配子(卵)与雄配子(精子)受精后产生一个合子。因为每个配子核是单倍体(1n),即含有一套作为种的特征的染色体。受精后的合子含有两套同源染色体,因此是二倍体(2n)。二倍体的合子成长为孢子体,在它们所有的细胞中同样都是二倍染色体数。当孢子体成熟后,它们某些细胞(孢子母细胞)进行减数分裂,产生减数孢子。减数分裂使细胞的染色体从二倍体减为单倍体状态,从此标志着配子体世代的开始。产生配子的配子体中,所有的细胞都是单倍体的,包括它们的配子。受精形成的合子再建立二倍体染色体数,从此标志着孢子体世代的开始。由此可见植物生活史的世代交替中同时包含着核相交替。这是植物生殖的基本方式。

不同类群植物的生活周期

所有的维管植物、苔藓植物和某些低等植物,不论是配子体或孢子体虽然都是多细胞的结

构,但常常在相对大小和外形上是十分不同的。在不同类群植物的生活周期中,孢子体世代和配子体世代常常表现出不同的发达程度。在藻类植物中有许多种类孢子体世代和配子体世代是同样发达的。植物在进化过程中,在世代交替的方式上,似乎进行过各种可能的“尝试”。自然选择无疑选择了多细胞的孢子体占优势的这种形式。下面简单介绍植物界高等植物的不同类群的代表的生活周期,说明这个发展过程的基本趋势。

地钱可作为苔藓植物的代表。在地钱的生活史中,配子体较大,是分叉的叶状体,下有假根。叶状体背面有同化组织并有气室的构造。叶状体可由顶端细胞分生,不断地向前生长,也不断地分叉和进行营养繁殖。地钱的雌、雄配子体的背面都能形成胞芽杯,在其中产生胞芽,借以进行营养繁殖。

地钱是雌雄异体的,颈卵器托和精子器托分别生于不同的叶状体上。颈卵器成熟时,托柄尚短,当叶状体的背面有水,精子可游到颈卵器内,卵受精以后,逐渐发育成孢子体。地钱的孢子体可分为三部,顶端是孢子囊,中间是一短的蒴柄,下部有膨大的基足深入到颈卵器下面的组织中。在孢子囊中不仅形成孢子,并有一些细胞引长成为弹丝,这是帮助孢子放射的结构。当孢子体成熟,蒴柄伸长,散出孢子。在适当的环境中,孢子萌发分别长成雌、雄配子体(图 2-12)。可以看到,地钱的配子体是独立生活的,孢子体完全寄生在配子体上。地钱的两个世代的交替见图 2-13。

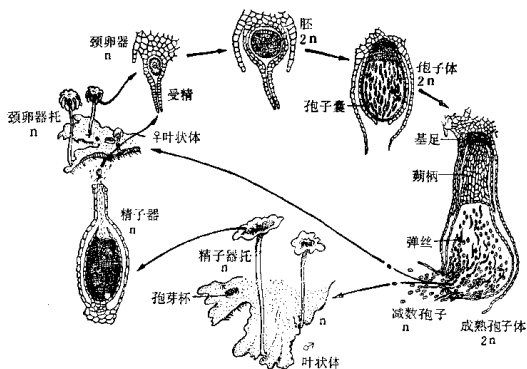


图 2-12 地钱的生活周期图解

在蕨类植物中,孢子体和配子体虽然都是多细胞的和独立生活的,但孢子体比配子体大大的发展。水龙骨科(*Polypodium* sp.)的孢子体是二倍体,地下部分有根状茎,向下着生许多不定根,向上生长羽状的叶片。有些叶片(孢子叶)的背面着生许多集成群的孢子囊。每个孢子囊中有